

Territorial intraspecific dominance behavior of the Shore crab (*Carcinus maenas*)

Friedrich Pfisterer; pfisterf@hu-berlin.de
Martin Quenkert; quenkerm@cms.hu-berlin.de

Abstract

The recent spreads of *Carcinus maenas* alongside parts of the worldwide shorelines indicate the importance of further experiments concerning the behavior of this invasive member of the family Portunidae. The natural habitat of these crabs ranges from open sand beaches and marshes to the preferred rocky coasts, which provide better protection and more accessible nutrients. In order to determine what factors influenced territorial behavior of *Carcinus maenas* we designed laboratory experiments. Each crab was provided with a small shelter and we investigated if and when a crab is able to defend its hideout. We examined the influence of sex, size, and starting position on the success rate. We discovered that the size had the main impact on the outcome of the struggle for shelter. Sex and starting position had minor impacts on the outcome of the experiments..

Einleitung

Der Wettstreit um verschiedenste Ressourcen ist bei allen Lebewesen eine Notwendigkeit um die eigene Existenz zu sichern. Unabhängig davon ist, ob es sich hierbei nun um Reviere, Nahrung, Fortpflanzungspartner oder eben um Verstecke vor Fressfeinden handelt. Um sich vor Prädation zu schützen und zum Buhlen um Fortpflanzungspartner, beziehen die Individuen von *Carcinus maenas* Zufluchtsstätten, welche sie in den felsigen Küstenabschnitten vorfinden. Ihr abgeflachter Körperbau erleichtert ihnen, in Spalten Schutz zu suchen. [1]

Dabei stellt sich die Frage welche Faktoren darüber entscheiden ob ein Individuum seine Zu-

flucht verteidigt oder diese einem Kontrahenten überlässt. In den nun vorgestellten Versuchen konkurrieren jeweils zwei Strandkrabben um ein höhlenartiges steinernes Versteck.

Für unseren Versuch formulierten wir folgende Hypothesen:

H0: Die Faktoren Größe, Geschlecht und Position zu Beginn des Experiments sind für den Kampf um Ressourcen nicht relevant.

H1: Der Größenunterschied ist relevant.

H2: Das Geschlecht ist relevant.

H3: Die Position ist relevant.

Material und Methoden

Es wurden zahlreiche Krabben der Spezies *Carcinus maenas* an der Küste des Gullmarsfjords nahe der Klubban-Forschungsstation der Universität Uppsala gefangen. Nach der Bestimmung der gesammelten Exemplare mittels Fachliteratur [3] wurden zehn Exemplare ausgewählt, welche in der Größenordnung von 25 bis 39 mm lagen (Tabelle 1). Die Breite wurde jeweils an der breitesten Stelle des Carapax gemessen. Die Versuchstiere wurden in separaten Becken und unter stetiger Zufuhr von Tiefenwasser gehalten. In einem weiteren Becken wurde aus 3 flachen Steinen wie in Abbildung 1 zu erkennen ein höhlenartiger Unterschlupf konstruiert.

Da Krustaceen eine teilweise recht komplexe Sozial-Dominanz-Hierarchie aufrechterhalten können, um ständige Konflikte zu vermeiden, wurden die Tiere möglichst lange getrennt, bevor sie zum Versuch herangezogen wurden. [2] Ziel war es diesen störenden Einfluss durch eine bestehende Rangfolge zu minimieren.

Für die Verhaltensversuche wurde jeweils ein Individuum in das Versuchsaquarium in den Höhleneingang gesetzt. Wenn das erste Tier sich im Unterschlupf niedergelassen hatte. Dies war bei den meisten Tieren nach spätestens zwei Minuten der Fall, bei einigen erst nach drei Minuten. Als Gewinner der folgenden

Tabelle 1 – Aufgenommene Daten und Maße der verwendeten Tiere

Tier	Geschlecht	Gewicht in Gramm	Breite* in Zentimetern
1	Weiblich	5,4	3
2	Weiblich	4,5	2,7
3	Männlich	8,6	3,4
4	Männlich	11,6	3,9
5	Weiblich	8,1	3,3
6	Weiblich	4,1	2,5
7	Männlich	4,7	2,7
8	Weiblich	8,8	3,5
9	Männlich	9,1	3,5
10	Männlich	10,5	3,6
Durchschnitt Weibchen		6,18	3
Durchschnitt Männchen		8,9	3,42

*Die Breite wurde jeweils an der breitesten Stelle des Carapax gemessen.

Interaktionen wird das Tier gewertet, welches die Höhle in Anspruch nimmt und den Kontrahenten verdrängt. Versuchsdurchläufe ohne klaren Gewinner wurden nicht gewertet und werden nicht in den folgenden Betrachtungen diskutiert.

Tabelle 2 – Versuchspaar-Tabelle

Geschlecht	Tier	w	w	m	m	w	w	m	w	m	m
w	1		X	X	X						
w	2	X		X	X						
m	3	X	X		X	X		X		X	X
m	4	X	X	X				X		X	X
w	5			X			X	X			
w	6				X	X		X	X		
m	7			X	X	X	X		X	X	X
w	8					X	X	X		X	X
m	9			X	X			X	X	X	X
m	10			X	X			X	X	X	

Ergebnisse

In allen Versuchen, die zur Auswertung heran gezogen wurden, kam es zu aggressiven Verhaltensweisen zwischen den Kontrahenten. Es wurden dabei unterschiedliche Verhaltensmuster beobachtet. Wenn der Höhlenbewohner dominanter war, verhielt er sich passiv oder ging auf den Angreifer los. Unterlegene Angreifer flüchteten teilweise sofort. War der Angreifer dominant, lief er direkt in die Höhle hinein, oder griff den Höhlenbewohner an. Sobald es zur Konfrontation kam, machten sich die Tiere so groß wie möglich und spreizten

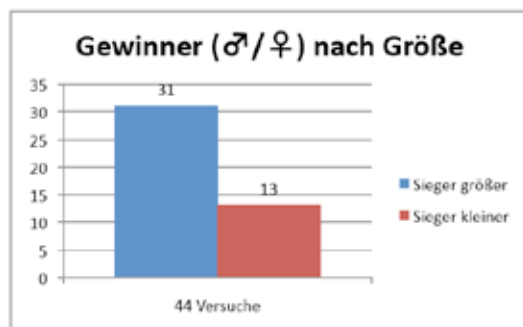


Abb. 2: ANZAHL DER SIEGE ALLER VERSUCHE NACH GRÖSSE.



Abb. 1: Versuchsaufbau.

In der folgenden Tabelle 2 sind die Paarungen mit einem X gekennzeichnet, welche im Versuchsdurchlauf getestet wurden. Die Versuche wurden mit jeweils zwei Männchen oder Weibchen und auch gemischt geschlechtlich durchgeführt. In Summe wurden 23 Paare zwei Mal untersucht, wobei die Rolle als Territoriums Besitzer beziehungsweise Eindringling jeweils getauscht wurde. Somit sind in der Tabelle 2 die 46 Teilversuchspaarungen aufgeführt. Die Abkürzung "w" bezeichnet hierbei Weibchen und "m" steht für männliche Tiere.

drohend ihr Scheren. Sie waren weniger erfolgreich darin, den Gegenspieler mit ihren Scheren zu zwicken und die meisten Kämpfe endeten damit, dass ein Tier, das andere aus der Höhle hinausschob.

Die Einflüsse der Parameter Größe, anfängliche Position und Geschlecht hatten unterschiedlich starken Einfluss auf den Ausgang des Versuchs.

Einflussfaktor Größe

Die Größe scheint am meisten Einfluss auf den Ausgang der Begegnung gehabt zu haben. Von 44 Versuchen mit beiden Geschlechtern dominierte bei 31 das größere Tier (siehe Abbildung 2).

Auch bei den gleichgeschlechtlichen Versuchen dominierten die größeren Tiere. Bei den Männchen gewann das größere Tier in 13 von 20 Fällen (Abbildung 5), bei den Weibchen in 4 von 6 Fällen (Abbildung 7). Bei den Versuchen bezüglich der Größe wurden alle Geschlechterkombinationen mit allen Positi-

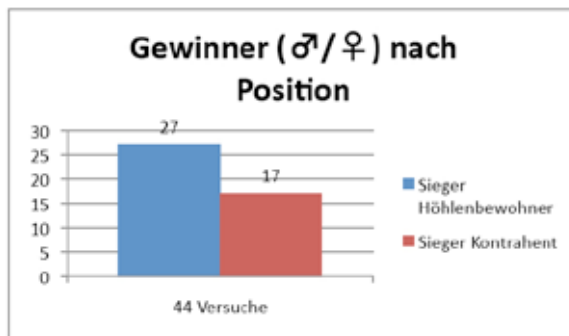


Abb. 3: ANZAHL DER SIEGE ALLER VERSUCHE NACH POSITION. Größere Tiere können sich signifikant häufiger gegen kleiner Artgenossen durchsetzen ($p < 0,05$, $n = 44$; chi-Quadrat-Test). Betrachtet man die Versuche an denen nur Männchen beteiligt waren (Abbildung 5), sind die Sieger in doppelt so vielen Fällen um mindestens 4mm größer als ihre unterlegenen Kontrahenten.

Einflussfaktor Position

Die Positionierung der Tiere hatte ebenfalls einen Einfluss auf den Ausgang der Versuche. Tiere, die in der Höhle saßen, dominierten die Begegnungen in 27 von 44 Fällen der gemischtgeschlechtlichen Versuche (siehe Abbildung 3). Bei den Versuchen mit männlichen Tieren setzten sich in 13 von 20 Fällen ebenfalls die Tiere in der Höhle gegen die Angreifer durch (siehe Abbildung 6). Allein bei den Versuchen mit rein weiblichen Versuchstieren dominierten in jeweils 3 Fällen die Tiere in der Höhle beziehungsweise die Angreifer (siehe Abbildung 8). Es wurden jedoch nur 6 Versuche mit rein weiblichen

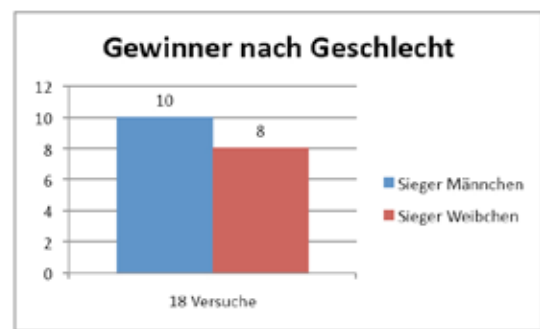


Abb. 4: ANZAHL DER SIEGE ALLER VERSUCHE NACH GESCHLECHT.

Kombinationen durchgeführt.

Betrachtet man den Einfluss der Startposition auf den Ausgang der Konfrontation für die Versuche, welche ausschließlich mit Männchen unternommen wurden, ergibt sich ein ähnliches Bild wie bei den gemischtgeschlechtlichen Versuchen. Bei den Männchen gewinnt in beinahe dreiviertel aller Fälle (13 von 20 Fällen), wie auch bei den gemischtgeschlechtlichen Versuchen (27 von 44 Fällen).

Einflussfaktor Geschlecht

Es wurden 18 Versuche mit gemischtgeschlechtlichen Kombinationen durchgeführt, von denen die Männchen in 10 Fällen dominierten (siehe Abbildung 4). Der Einfluss des Geschlechts ist somit weniger stark als die Größe und der Heimvorteil des Tieres in der Höhle.

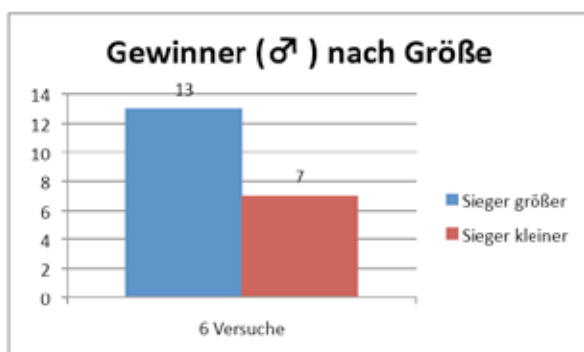


Abb.5: ANZAHL DER SIEGE GLEICHGESCHLECHTLICHER VERSUCHE NACH GRÖSSE.

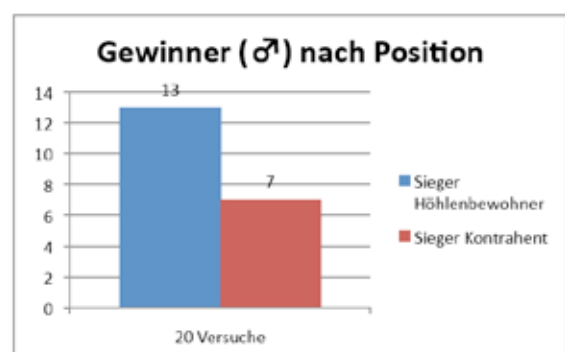


Abb.6: ANZAHL DER SIEGE GLEICHGESCHLECHTLICHER VERSUCHE NACH POSITION.

Diskussion

Das Ziel des Versuchs war es, die Einflüsse von Größe, Geschlecht und Position der Kontrahenten auf den Ausgang des jeweiligen Experiments zu untersuchen. Größere Tiere dominierten die Konfrontationen deutlich häufiger (siehe Abbildungen 2, 5 und 7). Es wurde versucht, möglichst gleich große Tiere zu verwenden, jedoch unterschieden sich die Tiere in den Versuchen in Bezug auf ihre Größe um bis zu 1,2 Zentimeter.

Die Position der Kontrahenten spielte ebenfalls eine Rolle. Es zeigte sich, dass Individuen, welche die Höhle bereits besetzt hatten gewillt schienen, sie auch zu verteidigen. Sie setzten sich häufiger gegen Angreifer durch (siehe Abbildungen 3 und 6). Allein bei rein weiblichen Kombinationen schien die Position der Kontrahenten keine Rolle zu spielen (siehe Abbildung 8). Es konnte keine verstärkte Rivalität oder erhöhte Aggression bei rein männlichen Versuchen gegenüber rein weiblichen Versuchen entdeckt werden.

Aussagen darüber ob Männchen über Weibchen im Allgemeinen dominieren wird dadurch relativiert, dass die Männchen im Durchschnitt um 1,72 g schwerer und um 0,42 cm breiter als die Weibchen waren (siehe Abbildung 1). Die Ergebnisse von Abbildung 4 könnten demnach ebenfalls auf den Größenunterschied zurückzuführen sein.

Nur für die Größe bezogen auf alle Tiere wurde bei den Versuchen ein signifikanter Wert erreicht, sie ist somit ein verlässlicher Indikator für Vorhersagen über den Ausgang einer Auseinandersetzung um eine wichtige Ressource.

Die H0 Hypothese: „Die Faktoren Größe, Geschlecht und Position zu Beginn des Experiments sind für den Kampf um Ressourcen nicht relevant“ kann verworfen werden da alle untersuchten Faktoren mehr oder weniger große Einflüsse auf die Experimente hatten.

Die H1 Hypothese: „Der Größenunterschied ist relevant“ kann angenommen werden. Die Ergebnisse hierzu sind statistisch signifikant.

Die H2 Hypothese: „Das Geschlecht ist relevant“ wird in unserem Fall abgelehnt, da keine Signifikanz erreicht wurde. Ein größerer Stichprobenumfang hätte hier zu einem anderen Ergebnis führen können.

Die H3 Hypothese: „Die Position ist relevant“ wird hier ebenfalls verworfen, da auch hier keine Signifikanz erreicht wurde.

Bei zwei gemischtgeschlechtlichen Versuchen kam es zur Paarung. Die Versuche wurden jedoch nicht gewertet, da die Kontrolle über die Höhle zweitrangig schien. Es ist jedoch anzumerken, dass bei beiden Paarungen, das Männchen größer war als das Weibchen und auch jeweils das Männchen die Position in der Höhle innehatte. Es lässt sich jedoch darüber spekulieren, inwiefern die Kontrolle über eine Höhle Einfluss auf eine erfolgreiche Paarung für das Männchen hat, da sie nur verhältnismäßig selten auftrat.

Erkenntnisse von Sneddon, et al. zeigten des Weiteren, dass die Größe der Scheren eine noch entscheidenderen Einfluss auf den Er-

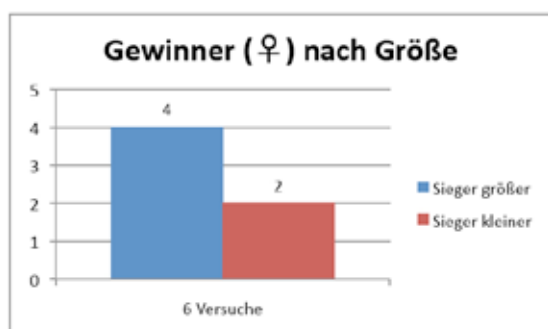


Abb. 7: ANZAHL DER SIEGE GLEICHGESCHLECHTLICHER VERSUCHE NACH GRÖSSE.

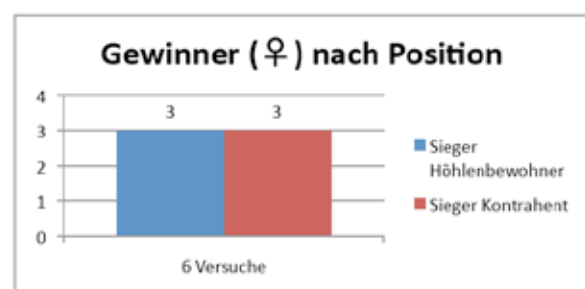


Abb. 8: ANZAHL SIEGE GLEICHGESCHLECHTLICHER VERSUCHE NACH POSITION.

folg einer Konfrontation hatte als die Breite des Carapaxes. [4] Diesem Gedanken folgend könnte man den Versuch noch erweitern und die Fläche der Scheren als Faktor aufnehmen.

Außerdem wurde bei der Auswertung der Daten nur die gemessene Größe (Breite des

Carapax) und nicht das Gewicht der Tiere berücksichtigt. Da der Faktor Größe sich aus Breite, Länge, Gewicht und weiteren Eigenschaften zusammensetzen lässt, können hier noch weitere Untersuchungen durchgeführt werden.

Literatur

[1] Christiansen M. E., (1969). Decapoda BRACHYURA. Universitets Forlaget. 51

[2] Nelson A. J., (2005). Biology of Aggression. Published to Oxford Scholarship Online: May 2009 part I, kap. 3 Edwards D. H., Herberholz J., „Crustacean Models of Aggression“

[3] Hayward P. J., Ryland J. S., (1995). Handbook of the Marine Fauna of North-West Europe. New York: Oxford University Press. 800p.

[4] Sneddon, L.U., Huntingford, F.A. & Taylor A.C. (1997). Weapon size versus body size as a predictor of winning in fights between shore crabs, *Carcinus maenas* (L.). Behav Ecol Sociobiol, 41: 237-242.